Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	22	91–96	München, 31. 12. 1982

Ein Edentate aus dem Oligozän Süddeutschlands

Von Kurt Heissig*)

Mit 1 Abbildung

Kurzfassung

Der Fund eines Unterkiefers eines kleinen Epoicotheriiden aus der unteroligozänen Spaltenfüllung ,,Grafenmühle 6" bei Pappenheim wird beschrieben und in erster Näherung zu *Epoicotherium,* einer nordamerikanischen Gattung, gestellt. Seine palaeogeographische Bedeutung wird diskutiert.

Abstract

A mandible of a small Epoicotheriid, found in the Lower Oligocene fissure filling "Grafenmühle 6" near Pappenheim, is described. It is provisionally assigned to the North American genus *Epoicotherium.* The paleogeographical implications are discussed.

Einleitung

Epoicotheriidae sind auch in Nordamerika äußerst selten. Von den 9 beschriebenen Arten, die sich auf den Zeitraum vom oberen Paläozän bis zum mittleren Oligozän verteilen, sind nach einer Zusammenstellung von Rose (1978, S. 658) kaum mehr als 15 Stücke bekannt, worunter sich allerdings einige Teilskelette befinden. So ist dieser überraschende Fund, nach dem eines Myrmecophagiden im Mitteleozän von Messel, nur ein weiterer Beleg dafür, daß unsere Kenntnis von der Verbreitung der selteneren Säugetiergruppen noch sehr lückenhaft ist.

Der Fund stammt aus dem Steinbruch der Fa. Balz – der für ihr Entgegenkommen bei den umfangreichen Materialbergungen gedankt sei – an der Grafenmühle bei Pappenheim, der schon seit dem letzten Jahrhundert immer wieder fossilführende Spaltenfüllungen aufgeschlossen hat. Das Spaltensystem, das als ,,Grafenmühle 6" bezeichnet wird, befindet sich seit 1978 im Abbau. Es steht in Kontakt mit mehreren benachbarten Spaltensystemen verschiedenen Alters. Der größte Teil der sehr wechselhaften Spaltensedimente enthielt regellos vermengt Faunenelemente aus mindestens zwei deutlich altersverschiedenen Oligozänstufen, einem tieferen Unteroligozän, etwa der Stufe von Montmartre und einem höheren Unteroligozän, etwa der Stufe von Ronzon entsprechend. Nur wenige Stellen enthielten allein die jüngere Fauna. Insgesamt wurden etwa 8 to Schlämmaterial verarbeitet. Die daraus gewonnenen Fossilien werden in der

*) Priv. Doz. Dr. K. Heißig, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, 8000 München 2.

Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München unter der Inventar-Nr. 1978 XXIII aufbewahrt.

Das Fundstück stammt aus einer Lehmpartie mit gemischter Fauna. Da die älteren Anteile vorwiegend Großsäugetiere enthalten, wird das Stück als Element der jüngeren Fauna betrachtet.

Beschreibung

Das vorliegende Stück ist ein Corpus mandibulae, dessen Angularregion ebenso fehlt wie die Symphysenregion. Vom Ramus ist nur ein Teil des Vorderrandes erhalten. Das Corpus ist noch vor dem Foramen mandibulare abgebrochen. Vorn bildet die Alveole des Canins die Bruchstelle.

Vom Gebiß (Abb. 1) sind nur mehr die Alveolen erhalten. Sie belegen 5 postcanine Zähne (PC) mit drehrunden Wurzeln, die beim vordersten und letzten geringeren Durchmesser haben als bei den drei mittleren, die unter sich etwa gleich sind. Die beiden vorderen Alveolen, vor allem die erste, sind nach vorn geneigt. Der Abstand zwischen der Canin-Alveole und dem vordersten Postcanin ist mittelgroß. Nach dem ersten PC folgt ein deutliches Diastema. Die beiden darauffolgenden sind die einzigen Alveolen, die lückenlos aneinanderstoßen. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß hier ein zweiwurzeliger Zahn saß, doch fehlt dafür jeder positive Hinweis. Dahinter werden die Abstände wieder größer; der zwischen dem vorletzten und letzten PC ist so groß wie das Diastema zwischen dem ersten und zweiten.

Die Caninalveole zeigt einen sehr kräftigen, gekrümmten Canin, der bei seinem Austritt aus dem Kiefer noch stark nach vorn geneigt ist. Die dicke Wurzel reicht nach hinten bis unter die Alveole des zweiten PC. Ihre Krümmung scheint leicht nach labial zu biegen, so daß der Canin wohl seitlich hervorgetreten ist.

Das Corpus mandibulae hat einen geraden Unterrand und nimmt nach vorn leicht an Höhe zu. Die nicht abgebildete Labialseite zeigt, daß eine schwache Massetergrube erst weit hinter dem Vorderrand des Ramus beginnt. Das Foramen mentale liegt tief unter dem Vorderrand des PC_2. Die Wurzel des Canins zeichnet sich wegen ihrer Stärke auf der Labialseite als deutlicher Wulst ab, der nach oben stärker wird. Zwischen diesem Wulst und der übrigen Labialfläche be-

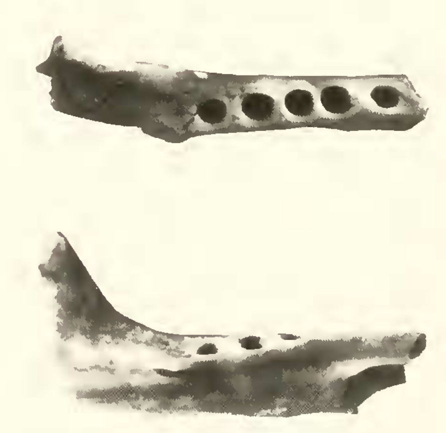


Abb. 1: *Epoicotherium* sp., linker Unterkiefer, C – PC_5 Alv., Unteroligozän, ,,Grafenmühle 6" bei Pappenheim, Inv.-Nr. 1978 XXIII 1, vergrößert 4:1; oben: okklusal, unten: lingual.

findet sich lateral unterhalb des vordersten PC eine distinkte Mulde, die unten durch eine Leiste begrenzt wird. In diese Mulde dürfte, wie bei *Pentapassalus,* der obere Canin eingegriffen haben.

Die Lingualseite des Kiefers (Abb. 2) zeigt als auffallendes Merkmal eine dünne, stark nach medial vorspringende Platte, etwas hinter der letzten Alveole. Sie fällt, wie die Ebene der Alveolarränder vom PC_3 an, stark nach medial ab und liegt daher etwa auf halber Höhe des Kiefers. Ihr medialer Rand ist beschädigt, doch läßt sich noch erkennen, daß ihre Oberfläche medial aufgerauht war.

Unter dieser Platte schneidet sich eine sehr scharfe und markante Rinne ein. Diese spaltet sich unter der Platte nach vorn in eine sehr feine obere Linie, die bereits neben der Alveole des PC_5 endet, und eine lange untere Rinne, die nach vorn breiter und tiefer wird und bis zur Bruchstelle der Caninalveole reicht. Etwas oberhalb des Hinterendes der Caninwurzel und unterhalb des PC_2 liegt in dieser Rinne ein kleines Foramen, wie es auch von anderen Formen bekannt ist. Nach hinten verbreitert und verflacht sich die Rinne rasch und endet mit ihrer Oberkante, in die der Hinterrand der Platte ausläuft, etwa unter der Mitte des Ramus-Vorderrandes. Die Unterkante der Rinne zieht vom Hinterrand bis zum Vorderrand des erhaltenen Kieferstückes als eine nahezu gerade, leicht nach vorn ansteigende Leiste durch, die sich nach hinten verstärkt. Zwischen ihr und dem Unterrand des Corpus ist die Lingualfläche leicht ausgehöhlt. Möglicherweise setzte hier der M. digastricus an.

Systematische und phylogenetische Stellung

Die stark entwickelte linguale Platte und die einwurzeligen, stiftförmigen Zähne im postcaninen Bereich kennzeichnen das Fundstück als Rest eines Palaeanodonten. Zur Stellung dieser Gruppe im System – hier wird sie als Unterordnung der Edentata i. w. S. betrachtet – kann das Stück keine neuen Argumente liefern.

Innerhalb der Palaeanodonta kann die vorliegende Form wegen ihrer geringen Größe und vor allem wegen der relativ hohen Zahl von postcaninen Zähnen nicht zur Familie der Metacheiromyidae gestellt werden. Beide Merkmale verweisen sie zur Familie der Epoicotheriidae, mit denen sich auch der übrige Habitus gut vereinbaren läßt.

Unter den 9 beschriebenen Arten der Epoicotheriidae gehört der größere Teil dem tieferen Alttertiär an. Unter diesen sind die palaeozänen und untereozänen Arten nicht nur größer und haben eine weniger reduzierte Zahnformel, sie enthalten mindestens einen, meist sogar mehrere Zähne im postcaninen Bereich, die entweder zweiwurzelig sind oder eine langgestreckte, seitlich gekerbte Wurzel haben.

Im Mitteleozän tritt erstmals mit *Tetrapassalus mckennai* SIMPSON 1950 eine Art auf, die der vorliegenden in Größe und Bewurzelungstyp ähnlich ist. Sie unterscheidet sich in der auffallend geringen Zahl von nur 4 unteren Postcaninen und der sehr schwach entwickelten lingualen Platte des Unterkiefers. Ein von ROSE (1978, S. 671) zu *Tetrapassalus* gestellter Oberkiefer aus dem tiefen Obereozän zeigt allerdings 4 obere Postcaninen, was in Analogie zu den Verhältnissen anderer Epoicotheriidae auf eine Zahl von 5 unteren PC schließen läßt.

Im Obereozän herrscht im übrigen eine Fundlücke. Erst im Unteroligozän ist mit einem einzigen Fundstück, einem Oberschädel, *Epoicotherium unicum* (DOUGLASS 1905) bekannt, dessen 5 obere PC auf eine Mandibel mit 6 PC hinweisen. In der Größe entspricht die Form etwa der vorliegenden. Alle oligozänen Formen haben nur einwurzelige PC.

Noch jünger, mittel- bis oberoligozän ist schließlich *Xenocranium pileorivale* COLBERT 1942, eine extrem spezialisierte Form, das erheblich größer ist und in der kurzen, plumpen Form des Unterkiefers ohne linguale Platte deutlich von der vorliegenden Form abweicht. Für diesen

Größenunterschied sind zwar in erster Linie die Kiefermaße ausschlaggebend, die Länge der Zahnreihe ist nur um etwa 35% größer, doch ist der Formunterschied hinreichend, um eine engere Beziehung auszuschließen, obwohl die Zahl der PC übereinstimmt.

Die vorliegende Form läßt sich also am besten mit *Tetrapassalus* und *Epoicotherium* vergleichen, die als Stammlinie mit leicht abnehmender Größe interpretiert werden können. (Tab. 1.) *Tetrapassalus* ist, zumindest in seiner Typusart, morphologisch unterschieden durch die schwach entwickelte linguale Platte und die ebenso unbestimmte Rinne darunter. Deshalb und auch wegen der höheren Zahl von Postcaninen wird das vorliegende Stück zu der zeitlich besser entsprechenden Gattung *Epoicotherium* gestellt, obgleich von dieser ein Unterkiefer noch nicht bekannt ist.

Tabelle 1: Größenvergleich verschiedener Arten der Epoicotheriidae

Maße in mm, * nach der Abb. / Art	Höhe der Mandibel v	Höhe der Mandibel h	Länge der PC-Reihe im OK	Länge: Canin + PC-Reihe im UK	Länge der PC-Reihe im UK
Epoicotherium sp. vorl.	2,6	2,4	–	ca. 8	6,2
Ep. unicum, Holot.	–		6,2*	–	–
Tetrapassalus sp. OK	–		6,4	–	–
Tet. mckennai, Holot.	2,75		–	8,7*	6,2*
Amelotabes simpsoni Hol.	5,3		–	23,4*	19,4
Xenocranium pil. Holot.	4,6		6,4*	10,8	7,5*

Die phyletischen Beziehungen der jüngeren Epoicotheriidae untereinander sind mit dem vorhandenen Material kaum zu klären. Die Zahl der postcaninen Zähne, die es verbieten würde, die oligozänen Formen von *Tetrapassalus* abzuleiten, spielt dabei möglicherweise eine geringere Rolle, als die bisherigen Unterscheidungskriterien vermuten lassen. Sie könnte sich als in einem gewissen Rahmen variabel erweisen. Die starke Entwicklung einer lingualen Platte auf einem relativ zarten Kiefer beim vorliegenden Stück bildet einen Kontrast zu der schwachen Ausbildung dieser Platte auf dem plumperen, stärkeren Kiefer von *Xenocranium*. Es scheinen also im Oligozän zwei Formen nebeneinander zu bestehen, die beide auf einen Vorläufer vom Typ der Gattung *Tetrapassalus* zurückgeführt werden können.

Die palaeogeographische Bedeutung

Spätestens seit dem Fund eines Myrmecophagiden im Mitteleozän von Messel (Storch 1981) dürfte klar sein, daß es absolute Isolation von Faunenbereichen immer nur für gewisse Zeiten gegeben hat, und daß deshalb phylogenetische Rückschlüsse aus der Verbreitung nur mehr in engem Rahmen gezogen werden dürfen.

Der vorliegende Fund ist nun, was seine palaeogeographischen Aussagen betrifft, keineswegs so spektakulär und unerwartet. Enge Beziehungen zu Nordamerika sind während der Zeit der ,,Grande Coupure", des holarktischen Faunenaustausches im Unteroligozän bekannt. Sie betreffen die Einwanderung zahlreicher Gruppen, oft mit sehr ähnlichen Formen in Europa und Nordamerika, die nur aus asiatischen Zentren hergeleitet werden können, von wo aber bisher nur ein geringerer Teil dieser Formen in der vorangegangenen Zeit des Obereozäns nachgewiesen werden konnte. Daß im Zuge dieser Wanderung auch einmal eine Form sicher nordamerikanischer Herkunft den Weg nach Europa gefunden hat, ist nichts besonderes.

Unerwartet ist daran nur, daß es sich ausgerechnet um eine Art handelt, die sowohl durch geringe Individuenzahl, als auch durch subterrane Lebensweise sicher nicht zu einer raschen Ausbreitung geeignet war. Da zu gleicher Zeit auch die Maulwürfe in Europa beginnen, hatte sie sich außerdem noch gegen eine sehr starke Konkurrenz durchzusetzen, der sie offenbar auch bald zum Opfer fiel.

Die besondere Situation der Fundstelle würde aber ebenso die Annahme erlauben, daß das Fundstück stratigraphisch älter ist. Es wäre dann schon vor der „Grande Coupure" als Anteil der älteren Faunenelemente fossil geworden, und würde auf eine längere Anwesenheit dieser Gruppe in Europa – seit der direkten Verbindung mit Nordamerika über den Nordatlantik – hinweisen. Dagegen spricht zwar die enge Beziehung der Form zu den oligozänen Arten Nordamerikas, doch könnte eine solche Form auch direkt aus *Tetrapassalus* im Untereozän entstanden sein.

In jedem Falle wirft der Fund ein klares Licht auf die Lückenhaftigkeit unserer Fossilfunde, denn diese Tiere müssen in jedem Falle, entweder in Asien oder in Europa eine gewisse Zeit in genügender Menge gelebt haben, um ihre Reproduktion zu gewährleisten. Wir müssen uns also damit abfinden, daß wir nur die massenhaft auftretenden Arten mit einiger Regelmäßigkeit überliefert bekommen.

Argumente für die Einheit der Edentata?

Damit sind aber alle palaeogeographischen Argumente für den Ursprung einer Gruppe, wie sie z. B. von Emry (1970) sehr vorsichtig für die Beziehung zwischen Palaeanodonta und Pholidota von Storch (1978) noch recht nachdrücklich dagegen formuliert werden, sehr fragwürdig geworden. So zieht sich bereits Storch (1981, S. 280) ganz auf die Morphologie zurück. Hier widersprechen sich aber die Auffassungen von Storch und Emry, was die Deutung einzelner Merkmale betrifft, da bisher keine sicheren Synapomorphien gefunden wurden und die überwältigende Zahl von Parallelismen jedes gemeinsame Merkmal in diesen Verdacht bringt.

Auch von den Vertretern einer getrennten Phylogenie von Xenarthren und Pholidoten (ungeachtet ihrer Einstufung der Palaeanodonta) werden beide heute weit getrennten Gruppen auf dieselbe Radiation früher (womöglich kretazischer) Proto-Insectivoren zurückgeführt. Da diese Gruppe aber nicht näher bekannt ist – die meisten Zähnchen zeigen eigenartige Spezialisierungen – besteht über den Parallelismusverdacht für alle Anpassungsmerkmale auch noch die Gefahr, daß zu viele Merkmale, womöglich auch frühe Apomorphien, die sich nur parallel zu anderen Säugergruppen entwickelten, als plesiomorph angesehen werden.

Eine Trennung der Gruppen setzt ein Fehlen von Synapomorphien voraus, ebenso wie eine Vereinigung deren Vorhandensein. In diesem Zusammenhang möchte ich nur auf ein Merkmal hinweisen, das als möglicher Komplex von Synapomorphien noch in Frage kommt, und das noch nicht genügend ausdiskutiert wurde: die auffällige dorsomediale Muskelansatzbeule des Extensors am Metacarpale III. Sie findet sich bei Myrmecophagiden, Metacheiromyiden und den oligo-miozänen europäischen Maniden in gleicher Position, nur bei der letzteren Gruppe ist sie gelegentlich etwas nach distal verschoben. Das Merkmal fehlt bei Dasypodiden und Bradypodiden ebenso wie bei rezenten Maniden. Würde es sich dabei um eine parallel entwickelte Anpassung handeln, so müßte diese sich auch bei anderen Säugern mit grabender-myrmecophager Lebensweise, also insbesondere bei Tubulidentaten finden. Daß sich die rezenten Maniden aber inzwischen trotz Beibehaltung der Lebensweise von dieser Form entfernt haben, spricht dafür, daß es sich um ein altes Merkmal, eine Synapomorphie handelt, die bei einer Veränderung der Lebensweise bei den übrigen Xenarthra natürlich umso schneller verloren ging.

Als weitere Synapomorphie, wenn auch nur zwischen Metacheiromyiden und Maniden (des Tertiärs), kann die eigenartige Zwischenform gelten, die die distale Gelenkfläche des Metacarpale III, aber auch der übrigen Metapodien erreicht hat. Der distale Kiel beschränkt sich auf die Rückseite, wie dies bei primitiven Säugern üblich ist, davor aber ist die Fläche tief quer konkav eingewölbt. Von diesem Stadium, das bei Necromanis und Metacheiromys vollkommen übereinstimmt, ausgehend hat Manis in Konvergenz zu den Myrmecophagiden einen langen, durchgehenden Kiel ausgebildet. Dieses Zwischenstadium, das unter myrmecophagen Säugern sonst nicht nachweisbar ist, kann durchaus eine Synapomorphie sein. Leider ist bei Eomanis waldi Storch 1978 dieser Merkmalskomplex nicht erkennbar. Sollte sich diese Art auch hier als moderner erweisen als erwartet, so bliebe nur die Konsequenz Necromanis als späten Metacheiromyiden zu betrachten. Damit wären die o. g. Synapomorphien widerlegt.

Schriftenverzeichnis

Colbert, E. H. (1942): An Edentate from the Oligocene of Wyoming. – Notulae Naturae **109:** 16 S., 3 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; Philadelphia.

Emry, J. R. (1970): A North American Oligocene Pangolin and other additions to the Pholidota. – Bull. Am. Mus. N. H. **142** (6): 455–510, Abb. 1–32; New York.

Gazin, D. L. (1952): The lower Eocene Knight-formation of western Wyoming and its mammalian faunas. – Smiths. Misc. Coll. **117:** 82 S.; Washington.

Koenigswald, W. v. (1969): Die Maniden (Pholidota, Mamm.) des europäischen Tertiärs. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9:** 61–71, 9 Abb.; München.

Matthew, W. D. (1918): Insectivora (continued), Glires, Edentata. – In: Matthew, W. D. & Granger, W.: A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part V. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **38:** 565–657, 68 Abb.; New York.

Rose, K. D. (1978): A new Paleocene Epoicotheriid (Mammalia) with comments on the Palaeanodonta. – Journ. Paleont. **52** (3): 658–674, 5 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Tulsa.

Rose, K. D. (1979): A new Paleocene Palaeanodont and the origin of the Metacheiromyidae (Mammalia). – Breviora Mus. Comp. Zool. **455:** 14 S., 3 Abb., 2 Tab.; Cambridge, Mass.

Simpson, G. G. (1927): A North American Oligocene Edentate. – Ann. Carnegie Mus. **17** (2), 283–298, Taf. 24; Pittsburg.

Simpson, G. G. (1959): A New Middle Eocene Edentate from Wyoming. – Am. Mus. Novit. **1950:** 8 S., 2 Abb.; New York.

Storch, G. (1978): *Eomanis waldi,* ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der „Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Pholidota). – Senckenbergiana lethaea, **59:** 503–529, 5 Abb., Taf. 1–5; Frankfurt am Main.

Storch, G. (1981): *Eurotamandua joresi,* ein Myrmecophagide aus dem Eozän der „Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). – Senckenbergiana lethaea, **61:** 247–289, 14 Abb., 3 Taf.; Frankfurt am Main.